

Univerzita Karlova v Praze

Přírodovědecká fakulta

Ekologie a ochrana prostředí

BOZP



Zimní teritorialita u pěvců ve vztahu k prostředí a klimatickým podmínkám

Winter territoriality in passerines in relation to environmental and climatic
conditions

Pavla Glückseligová

Školitel: RNDr. Petr Musil, Dr.

srpen 2012

Prohlášení:

Prohlašuji, že jsem bakalářskou práci zpracovala samostatně, a že jsem uvedla všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze, 20. 8. 2012

.....
Pavla Glückseligová

Děkuji svému školiteli, RNDr. Petru Musilovi, Dr., za vlídnost, cenné rady a čas věnovaný vedení mé bakalářské práce. Děkuji také mým rodičům za trpělivost a podporu v průběhu celého mého bakalářského studia.

Obsah

| | |
|--|----|
| Úvod..... | 5 |
| 1. Teritorialita..... | 6 |
| 1.1 Definice teritoriality | 6 |
| 1.2 Charakteristika teritorií | 6 |
| 1.3 Zimní teritorialita | 7 |
| 1.4 Velikost teritoria | 8 |
| 1.5 Příčiny teritoriality | 8 |
| 2. Sociální vztahy v kontextu zimní teritoriality | 10 |
| 2.1 Typy sociálního chování u zimně teritoriálních druhů | 10 |
| 2.2 Nepříbuzenské skupiny | 11 |
| 2.3 Příbuzenské skupiny | 12 |
| 3. Zimně teritoriální druhy | 14 |
| 3.1 Potrava..... | 14 |
| 3.2 Migrační strategie | 15 |
| 3.3 Klimatické podmínky | 15 |
| 3.4 Velikost těla | 15 |
| 3.5 Extrémní klimatické podmínky | 16 |
| 3.6 Habitat | 16 |
| 3.7 Fylogenetická příbuznost | 17 |
| 3.8 Kompetice | 17 |
| 3.9 Zimní teritorialita v České republice resp. střední Evropě | 18 |
| 4. Vliv klimatických změn na pěvce | 19 |
| 4.1 Klimatické změny | 19 |
| 4.2 Změny v patrnostech migrací | 20 |
| 4.3 Posun času hnízdění..... | 21 |
| 4.4 Změny kompetice na hnízdištích | 23 |
| 5. Zimně teritoriální pěvci pod vlivem klimatických změn | 25 |
| 5.1 Změna areálů rozšíření..... | 25 |
| 5.2 Změna kompetice o zdroje | 26 |
| 5.3 Rostoucí teplota | 26 |
| 5.4 Změny v sociálním chování | 28 |
| Závěr | 29 |
| Literatura: | 30 |
| Přílohy:..... | 33 |

Abstrakt

Tato práce se věnuje problematice zimní teritoriality pěvců. Jsou zde stručně shrnuty obecné poznatky o teritoriích a teritorialitě a dále širší poznatky o zimní teritorialitě. Je zkoumáno sociální chování v zimě u zimně teritoriálních pěvců s příklady konkrétních druhů ze západo-palearktické oblasti. Práce se věnuje jednotlivým faktorům, které pravděpodobně určují zimní teritorialitu, jako je například migrační strategie, potravní specializace nebo kompetice. Dále se práce věnuje klimatickým změnám a jejich vlivu na pěvce, jako jsou časnější přílety ze zimovišť na hnízdiště, časnější kladení vajec v souvislosti s dostupností potravy a změnám kompetice. Poslední kapitola se věnuje možným vlivům klimatických změn na zimně teritoriální pěvce, jako jsou změny v distribuci potravy, v kompetici o zdroje a vyrovnání se s rostoucími teplotami.

klíčová slova: klimatické změny, pěvci, zimní teritorialita.

Abstract

This thesis is focused on winter territoriality of passerines. It summarizes general knowledge of territories, territorial behaviour and broader knowledge about winter territoriality. Winter social behaviour of individual species, their territoriality, migratory strategy and food preferences were summarized for Western Palearctic bird species. Furthermore, effect of climate change on passerines and their migratory behaviour, timing of breeding and their relationship to food abundance and conspecific competition. In the last chapter, there is discussed effect of climate change on species displaying wintering territoriality. Increasing temperature can affect food availability, competition for sources and consequently reproduction success.

Key words: climate change, passerines, winter territoriality

Úvod

Zimní teritorialita pěvců je, z obecného hlediska, relativně málo prozkoumaný jev, ačkoliv mnoho Evropských druhů vykazuje známky zimní teritoriality a evropským pěvcům obecně se věnuje velká pozornost ze všech úhlů.

V této práci, která je koncipována jako literární rešerše, se pokouším shrnout dostupné informace o zimní teritorialitě pěvců, nalézt faktory, které zimní teritorialitu určují a společné znaky čeledí, jejichž druhy jsou zimně teritoriální. Dále na základě studií, které se věnují vlivu klimatických změn na pěvce, predikuji možné vlivy, jež by mohly klimatické změny mít na zimně teritoriální chování pěvců a důsledky těchto vlivů.

1. Teritorialita

1.1 Definice teritoriality

Klasický koncept teritoria, jak byl nastíněn Niceovou (1941), definuje teritorium převážně jako území, na kterém se samci párují se samicemi a pár, jedinec nebo skupina se zde může rozmnožovat, hnízdit a krmit sebe a své mladé bez vyrušování jinými jedinci. Tento koncept již není považován za jádro teorie teritoriality, ale spíše specifický případ daleko širšího jevu, který je potřeba definovat jako obhajitelnost zdrojů, nezbytnost zdrojů ve vztahu k fitness jedince a hustotě populace (Brown, 1964). Teritorialita je tedy tendence vytvářet a obhajovat tato teritoria.

1.2 Charakteristika teritorií

Dnes platí názor (Veselovský, 2005), že teritorium může mít různé funkce, jako například výše uvedené, a tyto funkce se dají dělit do kategorií, podle několika faktorů. Mezi jednotlivými kategoriemi je mnoho přechodů. Obecně nejčastější je teritorium potravní a rozmnožovací, které zahrnuje hnízdní nároky i potravní nároky pro rodiče a jejich potomky. Dále pak potravní teritorium, kde se jedinci pouze živí, velmi časté je toto teritorium u nektarivorních druhů, jako jsou kolibříci nebo strdimilové (Veselovský, 2005). Také můžeme najít ptáky, kteří udržují teritoria v rámci kolonií jiných ptačích druhů. Štítonos malý (*Chionis minor*) má teritoria v kolonii tučňáků patagonských (*Aptenodytes patagonicus*) a potravně je na kolonii přímo vázán jako kleptoparazit (Burger, 1984). Rozmnožovací teritoria jsou méně častá, vyskytují se například u racků nebo jako tokaniště u tetřívků (Veselovský, 2005).

Typy teritorií můžeme také rozdělit podle toho, v které části roku jsou udržována. V mírném pásu je nejběžnější sezónní teritorialita, ať už v létě, kdy se nejčastěji jedná o hnízdní a potravní teritorium, nebo pak v zimě, zimní teritorialita. Celoroční hájení území je běžnější v tropech, kde se dostupnost zdrojů s průběhem roku výrazně nemění, ale i v mírném pásu se můžeme u některých druhů setkat s celosezónní teritorialitou, kdy přetrvání na hnízdním teritoriu může přinášet jisté výhody pro hnízdění následující rok (Kraaijeveld et al., 2001). Existují ještě krátkodobá teritoria, která se vytvářejí například u tažných druhů v místech odpočinku nebo kolem krátkodobě hojných zdrojů (Veselovský, 2005).

Důležité je také zmínit, že teritorialita je nejen konspecifická, ale i heterospecifická, nejčastěji pokud si druhy konkurují o určité potravní zdroje nebo o možnosti rozmnožování (Veselovský, 2005). Na zimovištích v Kalifornii sdílí potravní niku, bobule jalovce skalního (*Juniperus occidentalis*), lesňáci západní (*Myadestes townsendi*) a drozdi stěhovaví (*Turdus migratorius*). Když lesňák vstoupí do teritoria drozda, je okamžitě velmi agresivním způsobem vypuzen, ale když drozd vnikne do teritoria lesňáka, je tolerován, ačkoliv si je, i přes vpády tohoto konkrétního druhu, schopen udržet teritorium vůči jiným druhům i ostatním lesňákům. Obhajoba území proti drozdovi by byla patrně nemožná, vzhledem k značným rozdílům ve velikosti těl těchto dvou druhů (Lederer, 1977). Další velmi známý případ mezidruhovému konkurenci, je konkurence mezi sýkorou koňadrou (*Parus major*) a lejskem černohlavým (*Ficedula hypoleuca*) o hnízdní dutiny (Ahola et al., 2007)

1.3 Zimní teritorialita

Bylo již řečeno, že teritorialita je nejčastější v hnízdním období (Sutherland, 1996). Nicméně i zimní teritorialita je velmi běžným jevem, jak ukázaly například studie Fischera (1981), Lederera (1977) nebo Skórky et al. (2006).

Dlouho bylo otázkou, který ze zdrojů nezbytných k životu ptáků, je ten nejzásadnější pro vytvoření zimního teritoria. Někteří vědci (Hinde, 1956) pochybovali, že teritorialita tkví v udržení si lokality, na níž je vysoká koncentrace dobře dostupné potravy. Jiní se přikláněli k názoru, že právě dostupná obživa má k zimní teritorialitě velmi úzký vztah (Brown et al., 1970). Lederer (1977) ve své studii na lesňácích západních uvádí, že jedině, co tento druh potřebuje k životu v zimě je úkryt, voda a potrava. Lesňáci západní využívají jako úkryt hojně rostoucí stromy. Vody mají ve formě sněhu dostatek, jediný limitující faktor je tedy nerovnoměrně rozptýlená potrava, což je pravděpodobně důvod zimní teritoriality. Navíc teritoria s větší hustotou bobulí se daleko více překrývala. I Grinnell et al. (1944) při zkoumání Salašníků západních (*Sialia mexicana*) říká, že jmelí (*Phoradendron villosum*), jakožto hlavní složka potravy na zimovištích salašníků, kteří vykazují velkou zimní teritorialitu, je klíčovým zdrojem, který determinuje umístění a velikost zimního teritoria tohoto druhu na zkoumaném území centrálního pobřeží Kalifornie.

1.4 Velikost teritoria

Pokud tedy akceptujeme tuto teorii, pak přichází v úvahu i korelace velikosti teritoria a koncentrace potravy. Lederer (1977) uvedl, že vizuální zkoumání teritorií napovídá o tendenci výskytu menších teritorií na území s větší hustotou bobulí jalovce, přestože statistické analýzy v tomto případě nevyšly signifikantně. Marshall et al. (2004) ve své studii zjistil korelaci velikosti teritoria a jeho zalesnění, přičemž stupeň zalesnění přímo určuje množství housenek, které se na daném místě budou nacházet v průběhu hnízdní sezóny, čímž zkoumaní ptáci, zelenáči červenoočí (*Vireo olivaceus*), predikují kvalitu budoucího teritoria. Dále zde hraje roli obhajitelnost teritoria. Bylo by logické předpokládat, že větší teritorium vyžaduje větší energetické náklady na jeho obhajobu. To souvisí s jeho rozlohou, kdy je zapotřebí fyzicky obsáhnout větší území, a zároveň čím bohatší zdroje se na teritoriu nacházejí, tím více láká jiné jedince, a tím častější je potřeba aktivní obhajoby. Velikost teritoria je také určena počtem jedinců daného druhu na lokalitě (Pons et al., 2008).

1.5 Příčiny teritoriality

Proč se tedy ptáci uchylují k této strategii? Nebo proč nejsou teritoriální úplně všichni? Jako všude v přírodě i tady hraje hlavní roli potřeba co největšího zisku za cenu co nejmenšího energetického výdaje. Podle studie Gilla et al. (1975), provedené na strdimilech druhu *Nectarinia reichenowi*, se tomuto druhu vyplatí být teritoriální na území, kde se nacházejí květiny produkující 2 μ l nektaru na květ. Každou hodinu strávenou obhajováním teritoria spálí o 2000 kalorií víc, než kdyby se na stejném území teritoriálně nechoval. Nicméně pokud by se neteritoriálně živil na území, kde jednotlivé květy produkují pouze 1 μ l nektaru, pak by potřebné množství energie z nektaru získal při spálení o 2400 kalorií více energie než na území, kde se nacházejí květiny produkující 2 μ l nektaru na květ. Z toho plyne jasný zisk 400 kalorií na území s 2 μ l nektaru v květu, za konstantní hustoty květů. Tedy hranice, kdy se vyplatí teritoriální chování, je matematicky vyjádřitelná, v tomto případě se nachází na hodnotách lehce pod 2 μ l nektaru na květ. To vše ovšem platí při nerovnoměrném rozmístění květin s větším množstvím nektaru na daných územích. Pokud by bylo všude hojně květů produkujících 2 μ l nektaru a více, pak by důvod k teritorialitě opět nebyl a energetický zisk by byl ještě daleko větší (Alcock, 2001).

Toto platí, pokud se oprostíme od dalších ekologických faktorů, které hrají roli při výběru habitatu, ať už pro hnízdění, tak pro zimování. Lze zmínit vliv predace, vzdálenost vodních zdrojů, vhodné podmínky pro výchovu mláďat a spoustu dalších, které jsou navíc ještě úzce provázány a kvantifikují se tedy velmi špatně. Jedinec například teritorialitou vystavuje sebe daleko většímu nebezpečí predace, protože se musí chovat nápadně, ať už pomocí zpěvu, pohybu při přímém souboji s narušitelem nebo jen při vystavování se na větvi. Jsou tu ale i zřejmé špatně ohodnotitelné výhody, jako je například statut prvního vlastníka, kdy jedinec obývající dané teritorium ho zná natolik dobře a je si v něm tak jistý, že z něj dokáže vyhnat i vetřelce silnějšího, než je on sám (Veselovský, 2005).

2. Sociální vztahy v kontextu zimní teritoriality

Sociální vztahy v rámci zimní teritoriality se mezidruhově liší, v závislosti na sociálním chování v období zimování. Ptáci zimují jednotlivě, v párech nebo vícečlenných skupinách. Vícečlenné skupiny lze dále rozdělit na příbuzenské a nepříbuzenské. Každá strategie přináší své výhody a nevýhody a opět tu existuje trade-off, podle kterého si daný druh, dokonce daný jedinec, může vybrat. Například čím větší je skupina, tím méně času a energie spotřebuje jedinec na antipredační chování (vigilance), podle Micheleny et al. (2011). Rezidentně zimující páry mohou, když nastanou vhodné podmínky, ihned zahnízdit, čímž ušetří čas, který by strávili hledáním partnera (Bateson, 1983; Swenson, 1992), a také mohou mít více snůšek, jak bylo dokázáno v mnoha pracích, například Johnson (1971), který tento jev zjistil u bramborníčka černo hlavého (*Saxicola torquatus*). Zimující skupinky mohou těžit z následné hnízdní kooperace (Kraaijeveld et al., 2001) nebo efektivnějšího antipredačního chování (Krebs et al., 1993; Michelena et al., 2011).

Zimní teritorialita byla dosud zkoumána a zaznamenána u velmi málo druhů pěvců, v porovnání s počtem dosud popsanych druhů. U řady druhů existují jen povrchní znalosti zimní teritoriality. Soustředila jsem se proto na společné vlastnosti pěvců západo-palearktické oblasti.

2.1 Typy sociálního chování u zimně teritoriálních druhů

Využila jsem zde především dostupná data, týkající se 78 druhů pěvců obývajících západo-palearktickou oblast (Cramp et al., 1977-1994). 48 druhů z těchto celkově 78 zimuje soliterně, ať už jsou to migranti nebo rezidenti, zde jsou počty vyrovnané. 26 druhů zimuje v párech, z čehož je 24 rezidentních, tedy je patrný jistý trend. Do této skupiny se zařadilo 6 ze 7 zástupců zimně teritoriálních krkavcovitých (Corvidae), u nichž by se tedy dalo tvrdit, že pokud jsou zimně teritoriální, tak jsou rezidenti, kteří obhajují teritorium v párech. Souvislost s počtem snůšek zde neexistuje. Krkavcovití mají téměř striktně 1 snůšku a ostatní mají od 1 až 3, případně až 4 snůšky (Cramp et al., 1977-1994).

Informace o obhajování zimního teritoria ve vícečlenných skupinách, byly publikovány u 13 západo-palearktických druhů, z čehož 5 patří do čeledi sýkorovitých (Paridae). Srovnávací analýza Ekmana (1989), která se zabývá zimně teritoriálním chováním čeledi sýkorovitých

(Paridae) ukázala, že sýkorovití mají tendence vytvářet v zimě skupinky, což doložil na 13 druzích z celého světa.

Tyto skupiny lze rozdělit na příbuzenské a nepříbuzenské. Ostrá hranice mezi těmito dvěma kategoriemi neexistuje, jak se snaží naznačit ve své práci Ekman (1989). Také říká, že až na několik výjimek jsou všechny druhy čeledi Paridae sociální a pouze sýkora černá (*Parus niger*), sýkora šedohnědá (*Baeolophus bicolor*) a sýkora proměnlivá (*Parus varius*) mají socialitu založenou na příbuzenských vztazích.

2.2 Nepříbuzenské skupiny

Ekman (1989) uvádí, že z širšího pohledu na studované druhy sýkorovitých, které tvoří nepříbuzenské skupiny, se objevily dvě patrnosti v sociálním chování. Jedna skupina sýkor, jejíž druhy žijí především v temperátních zónách, patří sem například sýkora karolinská (*Poecile carolinensis*), v nehnízdni sezóně tvoří úzce provázané samostatné skupinky, tzv. „discrete flocks“, s velkou soudržností mezi členy, kteří v rámci skupiny tvoří nepřekrývající se teritoria. Sýkora rezavoboká (*Parus bicolor*) vykazuje také chování, které by jí také řadilo do této kategorie, nicméně jsou důkazy (Tarbell, 1983), které napovídají o její zimní teritorialitě založené na příbuzenských vztazích. U „discrete flocks“ je ve skupinách vyrovnaný poměr pohlaví, což naznačuje, že se páry tvoří již před zimou. Skupiny se někdy tvoří kolem již hnízdícího páru, který zůstává na svém teritoriu (Ekman, 1979). Byly zaznamenány i skupiny několika dospělých párů (Glase, 1973), ale i skupiny tvořené pouze juvenilí, bez přeživších dospělců z minulé zimy.

Tyto zimní skupiny jsou založeny na dominanci. Někteří vědci (Dixon, 1965; Brown et al., 1983) uvedli ve svých pracích dominanci samců nad samicemi a dospělců nad juvenilí, bez ohledu na pohlaví, nicméně bychom jistě našli další speciální případy dominance (Ekman, 1989).

Disperze juvenilů nastává krátce po opeření a většina návratů do zimních skupin je zaznamenána u jedinců, kteří se přesunuli pouze o několik teritorií dál. Navíc velká většina vysoce koherentních permanentních členů tvoří tyto skupiny do jednoho měsíce od osamostatnění se od rodičů. Mohou se vyskytovat i přesuny na delší vzdálenosti, ale obecně se zdá, že se skupiny tvoří velmi záhy. Brzký příchod do skupiny může znamenat větší šanci na přežití, protože daný jedinec získá vyšší místo v hierarchickém uspořádání skupiny. Existuje

ovšem výjimka, sýkora karolinská (*Poecile carolinensis*), u které časný příchod do skupiny jedince nezvýhodňuje (Ekman, 1989).

Ačkoliv se velká část juvenilů rychle stane trvalou součástí skupin, někteří jedinci se nepřidruží a stanou se z nich tzv. „floateři“. Někteří „floateři“ patrně nakonec najdou volné místo a stanou se členy hejna. Ačkoliv se patrnost jeví konstantní mezi druhy s touto sociální organizací, jsou i případy jisté zásadní vnitrodruhové plasticity, například u sýkory černoohlavé (*Poecile atricapillus*), jak uvádí Ekman (1989).

Druhá skupina, tzv. „basic flock“, reprezentovaná například sýkorou koňadrou (*Parus major*), tvoří semi-stabilní hejno, které se mísí a zimuje na překrývajících se domácích okrscích. Sýkora koňadra tvoří jakási základní hejna složená buď z několika jedinců, nebo pouze z jednoho páru. Území, které pak toto hejno obývá, má charakter spíše domovského okrsku než výhradního teritoria. Když se objeví lépe dostupné zdroje na jiném místě, původní domovský okrsek krátkodobě i na stálo opustí. Podobně je tomu u sýkory modřinky (*Cyanistes caeruleus*). Oba druhy tedy nemají tak přísně rozdělené a obhajované území, jak je tomu u soudržných skupinek v prvním případě (Ekman, 1989).

Rezidentní sýkory koňadry se nedrží striktně na svém letním stanovišti a mohou ho v zimě opustit na dlouhý čas (Perrins, 1971; Drent, 1983). To je velký rozdíl proti temperátním koherentním skupinkám, které setrvávají na svých územích po celý rok i za nepříznivých podmínek (Ekman, 1989).

Agresivní chování v mimohnízdním období u sýkory koňadry a sýkory modřinky může spíše sloužit k zajištění si přednostního práva na zdroje, než vyhánění narušitelů (Drent, 1983). Díky tomuto nedostatku obrany území mají sýkory koňadry a sýkory modřinky potenciál tvořit daleko větší hejna, až několik desítek jedinců velká (Ekman, 1989).

Juvenilové těchto dvou druhů se rozptýlí také krátce po opeření, ale obvykle stráví první zimu bez toho, aby se stali řádnými členy základního hejna. Tyto dva systémy platí pro populace rezidentních jedinců na definovaném území. Oba systémy mají běžně tzv. floater, kteří se pohybují mezi hejny (Ekman, 1989).

2.3 Příbuzenské skupiny

Příbuzenská socialita v zimním období byla poměrně podrobně studována na salašnicích západních (*Sialia mexicana*) Kraaijeveldem et al. (2001) na centrálním pobřeží Kalifornie. V této

práci se uvádí, že salašníci běžně zimují ve skupinách, které obhajují podobné teritorium (z 81 % shodné) jako v létě. Skupiny mají vyrovnaný poměr pohlaví, jsou tvořeny brzy na podzim, kdy se toho roku vylíhli jedinci rozptylují. Více samic než samců opouští své rodiště a jsou doplněny přílivem toho roku vylíhlých samic odjinud. Zimní skupiny se obvykle skládají z původních obyvatel toho daného hnízdiště a jednoho nebo dvou synů hnízdícího páru. Druhá část disperze nastane na jaře, kdy se zimní skupina rozpadne a pouze původní hnízdící pár zůstane na teritoriu. Ostatní samci a samice si pak najdou partnera pro hnízdění právě z jejich rozpadlé zimní skupiny.

Jak už bylo řečeno, skupiny obhajovaly v zimě velmi podobná nebo stejná teritoria jako původní pár v létě. Jedinci lehce posouvali teritorium, když se objevilo volné místo. To znamená jisté rozdíly v překrývání se jednotlivých území. V létě bylo toto překrývání signifikantně výraznější než v zimě, kdy se území jednotlivých skupin tolik nepřekrývala. Na konci března bylo 96,3% z 54 ročních samic a 90% z 50 ročních samců rozptýleno ze zimoviště. Hrubá vzdálenost disperze od rodiště byla u samců menší než u samic (Kraaijeveld et al., 2001).

Zimování v rodinných uskupeních bylo také zaznamenáno u bělořita černého (*Oenanthe leucura*) a bělořita pustinného (*Oenanthe leucopyga*), podle Crampa et al. (1977-1994), kdy bylo zjištěno, že toho roční mladí mohou zůstat na rodičovském teritoriu v průběhu první zimy. Dále pak bylo zaznamenáno u sýkory černé (*Parus niger*), sýkory šedohnědé (*Baeolophus bicolor*) a sýkory proměnlivé (*Parus varius*), jak píše Ekman (1989).

U některých druhů, jako je například sýkora babka (*Poecile palustris*), se mladí jedinci bez teritoria na zimu přidávají do více druhových hejn, ta ale teritorium neobhajují (Cramp et al., 1977-1994).

Kraaijeveld et al. (2001) také tvrdí, že zimní socialita může mít u rezidentních druhů až klíčový vliv na hnízdění kooperaci, nicméně z hlediska zimní teritoriality je sociální chování velmi málo prozkoumanou oblastí.

3. Zimně teritoriální druhy

Při zkoumání druhů, které vykazují zimní teritorialitu, jsem opět využila publikaci *Birds of the Western Palearctic* (Cramp et al., 1977-1994).

Z více než 430 druhů zahrnutých pěvců, existují doklady zimní teritoriality pouze u 78 druhů z čeledí brhlíkovití (Sittidae), drozdovití (Turdidae), konipasovití (Motacillidae), krkavcovití (Corvidae), lejskovití (Muscicapidae), pěnicovití (Sylviidae), skorcovití (Ciclididae), strnadovití (Emberizidae), střízlíkovití (Troglodytidae), sýkorovití (Paridae), timálievití (Timaliidae), ťuhýkovití (Laniidae) a žluvcovití (Oriolidae).

Zaměřila jsem se dále na ty faktory, které by mohly určovat zimní teritorialitu. Možnými faktory by mohla být například potravní specializace, velikost jedinců daného druhu, klimatické podmínky a další.

3.1 Potrava

Potravní specializace by mohla mít zásadní význam pro zimní teritorialitu. Pokud by například na daném území zimovaly druhy, se stejnými potravními nároky, začala by se vyvíjet teritorialita při vzájemné konkurenci o tyto zdroje (Veselovský, 2005). O potravě jako zdroji se, mimo jiné, uvažuje jako o hlavním faktoru, který zapříčiňuje vznik teritorií obecně (Lederer, 1977).

Dá se ale říci, že zimní teritorialita je významnější u insektivorních pěvců, než například u nektarivorních pěvců? Obecně lze předpokládat pokles intenzity teritoriality se snižující se populační hustotou na daném území a s rostoucí šíří specializace (Pons et al., 2008). Existuje však velice málo studií zabývajících se těmito otázkami podrobněji. Z 29 long-distance druhů, u kterých jsem našla zmínku o zimní teritorialitě, se všichni v hnízdní sezóně živí převážně bezobratlými. Z těchto 29 druhů existují u 23 znalosti o preferenci potravy v období zimování, přičemž pouze 3 druhy nemají uvedeno, že se v této roční době živí především hmyzem. Proto by se dalo říci, že long-distance migranti, jež hnízdí v západo-palearktické oblasti a živí se bezobratlými po celý rok, mají tendenci býti zimně teritoriálními. V tomto výčtu se nehledí na fakt, že některé druhy se krátce před migrací živí ovocem, které je bohatým zdrojem energie potřebné pro migraci (Newton, 2008).

O rezidentech se dá obecně říci, že se živí potravou, která je v daný okamžik dostupná. V chladných částech roku v severních oblastech jsou to tedy převážně semena, plody a příležitostně drobní obratlovci (Cramp et al., 1977- 1994).

3.2 Migrační strategie

Srovnávací analýza migračních strategií 78 druhů ukázala, že mezi druhy se zimní teritorialitou převažují rezidentní druhy (41), long-distance migrantů (migrantů na dlouhé vzdálenosti, převážně trans-saharští migranti) je 31 druhů a short-distance migrantů 23 druhů (migranti na krátké vzdálenost, zimují v rámci Palearktidy), ve výčtu jsou zahrnuty některé druhy vícekrát, když se u nich vyskytuje více variant migračních strategií, nejčastěji jde o druhy, jejichž jedinci hnízdící jižněji v Evropě jsou rezidenty a hnízdící severněji v Evropě migranty, jako například konipas bílý (*Motacilla alba*) nebo drozd kvíčala (*Turdus pilaris*) a drozd zpěvný (*Turdus philomenos*). Tento souhrn by jasně ukazoval na převahu rezidentů v teritoriálním chování, avšak je třeba brát v úvahu absenci údajů o teritoriálním chování u mnohých druhů. Mezi migranty patří často druhy, které jsou na svém hnízdišti velmi silně teritoriální, jako budníčci nebo rákosníci, což napovídá, že by mohly být velmi agresivní i na zimovišti, pokud by tam docházelo k velké konkurenci (Cramp et al., 1977- 1994).

3.3 Klimatické podmínky

Klimatické podmínky ovlivňují nejvýznamněji skupiny druhů, které žijí rezidentně v místech s periodickými a výraznými změnami těchto podmínek, především teplot klesajících v zimě pod bod mrazu a umožňujících existenci sněhové pokrývky.

Ovšem v těchto oblastech zimuje relativně málo ptačích druhů, které se navíc velmi liší svým teritoriálním chováním. Od neteritoriální křivky obecné (*Loxia curvirostra*), podle Crampa et al. (1977- 1994), přes teritoriální a sociální sýkory (Paridae), podle Ekmana (1989), v párech žijící teritoriální krkavcovité (Corvidae) až po velmi agresivní a soliterně zimující červenky obecné (*Erithacus rubecula*), podle Crampa et al. (1977- 1944).

3.4 Velikost těla

Velikost těla může být dalším faktorem ovlivňujícím zimní teritorialitu. Zimní teritorialita byla zaznamenána u 7 ze 17 druhů krkavcovitých (Corvidae) západo-palearktické oblasti, kteří mají

v řádu pěvci (Passeriformes) obecně větší velikost těla. V obecné rovině toto zřejmě neplatí, protože se teritorialita vyskytuje i u malých pěvců jako je střízlík obecný (*Troglodytes troglodytes*), pěnicovití (Sylviidae) nebo u, v chladnějších oblastech zimujících, sýkorovitých, jako například u druhu sýkora koňadra (*Parus major*) a sýkora azurová (*Parus cyanus*).

3.5 Extrémní klimatické podmínky

V první kapitole již bylo popsáno, že jsou jisté hranice, na nichž se daný jedinec, nebo v širším pojetí druh, rozhoduje, v jakých situacích bude a nebude teritoriální. Tyto vztahy byly v nedávné době předmětem několika studií (Desead et al., 2011; Trnka et al., 2011), zaměřených na hnízdní teritoria a jejich výběr.

Jak je to ale v případě horších životních podmínek způsobených nepříznivými teplotami a srážkami v zimě? U střízlíka obecného (*Troglodytes troglodytes*) bylo Kluijvertem et al. (1940) zjištěno, že v tvrdých podmínkách mimo hnízdní období samci střízlíka zjevně opouští teritorium a ochotně se krmí společně. Podle Lacka (1965) jsou červenky obecné (*Erithacus rubecula*) silně teritoriální téměř po celý rok, a pouze ve velmi krutých zimách a při pelichání je teritorialita slabší. Kos černý (*Turdus merula*) může krátkodobě opustit své teritorium a krmit se s ostatními jedinci v hejnu, pokud se vyskytne nějaký bohatý potravní zdroj. Na velmi chladných územích, může u kosa černého zanikat teritorialita úplně (Cramp et al., 1977- 1994). Tedy tyto tři druhy zjevně při velmi špatných životních podmínkách upouštějí od teritoriality a shlukují se do hejn. To jim přináší výhody, jako je například obecně známý fakt, že čím větší hejno, tím se snižuje bdělost jednotlivce, tedy snižují se jeho energetické náklady na rozhlížení se po predátorovi a prodlouží se tak čas, který může strávit krmením (Krebs et al., 1993; Michelena et al., 2011).

Dalo by se obecně říci, že čím častěji jsou pěvci vystaveni extrémním podmínkám, tím méně jsou teritoriální? Extrémně chladné oblasti jsou relativně dobře prozkoumány, ale vzhledem k nedostatku dat, která by mapovala pěvce žijící v extrémně aridních biotopech, vysokých teplotách a dalších velmi nepříznivých podmínkách, toto nelze zodpovědět.

3.6 Habitat

Dalším důležitým faktorem je habitat, který daný druh obývá. Vzhledem k nesmírné rozmanitosti zimně teritoriálních druhů se ale nedá říci, že by tyto hnízdily v biotopech určitých shodných vlastností.

3.7 Fylogenetická příbuznost

V rámci ptačích čeledí obývajících západo-palearktickou oblast jsou nejvíce zastoupeny druhy projevující zimní teritorialitu u drozdovitých (Turdidae), kterých je 27 druhů, pěnicovitých (Sylviidae), kterých je 17 druhů, sýkorovitých (Paridae) s 16 druhy a krkavcovitých (Corvidae) s 6 druhy.

Zimní teritorialita byla zaznamenána u 7 z 9 západo-palearktických druhů sýkorovitých.

U krkavcovitých má zimní teritoria 5 ze 7 druhů, které žijí na území České republiky, přičemž se zde jedná o teritoriální rezidenty žijící celoročně v párech. Nicméně, celkový počet druhů krkavcovitých obývajících západo-palearktickou oblast je 17, včetně druhů žijících ve větších skupinách a neobhajujících teritoria (Cramp et al., 1977- 1994).

Z 59 druhů drozdovitých západo-palearktické oblasti udržuje dočasné nebo trvalé zimní teritorium 29 druhů, zde není převažující žádný způsob zimní teritoriality.

U čeledi pěnicovitých, kterých se vyskytuje v západo-palearktické oblasti 76 druhů, byla zimní teritorialita zaznamenána u 17, z čehož je 10 long-distance migrantů, 5 short-distance migrantů a 6 rezidentů. Ve výčtu jsou opět zahrnuty některé druhy vícekrát. Z těchto 17 druhů pouze 3 nezimují solitérně.

3.8 Kompetice

Budeme-li souhlasit s tvrzením, že teritorium lze definovat jako obhajitelnost zdrojů, nezbytnost zdrojů ve vztahu k fitness jedince a hustotě populace (Brown, 1964), pak je velmi významným faktorem, který ovlivňuje zimní teritorialitu, konkurence. Long-distance i short-distance migranti převážně nemigrují do pustých oblastí, ale do oblastí již obývaných, čímž ovlivňují kompetici v oblasti zimovišť (Stutchbury, 1994). Obdobně jsou kompetici vystaveny i rezidentní druhy, avšak například křivka obecná (*Loxia curvirostra*) je heterospecifické konkurenci pravděpodobně vystavena pouze v rámci vlastního rodu křivky (*Loxia*), protože jejím prostředím jsou západo-palearktické oblasti převážně boreální a subarktické jehličnaté lesy, kde se, díky morfologii svého zobáku, živí semeny jehličnatých stromů, převážně rodu smrk (*Picea*), (Cramp et al., 1977- 1994), což je hojný potravní zdroj, který podle Smitha et al. (1979) využívá jen 6 čeledí ptáků, 2 řády savců a 5 řádů hmyzu. Z těchto ptáků a savců žije v západo-palearktické oblasti pouze veverka šedá (*Sciurus griseus*), veverka obecná (*Sciurus vulgaris*), ořešník

kropenatý (*Nucifraga cariocatates*) a druhy rodu křivka (*Loxia*). Navíc se druhy rodu křivka střetávají pouze v některých oblastech výskytu. Křivka obecná (*Loxia curvirostra*) a křivka velká (*Loxia pytyopsittacus*) se střetávají pouze na území severně od 54°sš., navíc křivka obecná preferuje jako potravu semena smrků, zatímco křivka velká preferuje semena borovic (Cramp et al., 1977-1994). Stejně tak tyto dva druhy a křivka bělokřídlá (*Loxia leucoptera*), která obývá pouze východní část západo-palearktické oblasti, severně od 54°sš, se střetávají na menších částech jejich areálu rozšíření. S křivkou skotskou (*Loxia scotica*) se pak setkává křivka obecná (*Loxia curvirostra*) pouze na malém území Skotska, kde se křivka skotská vyskytuje (Cramp et al., 1977-1994). Tato velmi malá konkurence by mohl být u křivky obecné důvod, proč u ní není vyvinuto teritoriální chování.

3.9 Zimní teritorialita v České republice resp. střední Evropě

Jak již bylo zmíněno, údaje o teritorialitě jednotlivých druhů v západo-palearktické oblasti jsou obtížně dostupné. Ještě obtížněji jsou tyto údaje dostupné v oblasti střední Evropy. Přesto je možno zmínit například skutečnost, že 5 ze 7 druhů čeledi krkavcovitých (Corvidae), kteří se vyskytují v České republice, jsou zimně teritoriální rezidenti a všichni z těchto pěti druhů obhajují území celý rok v páru.

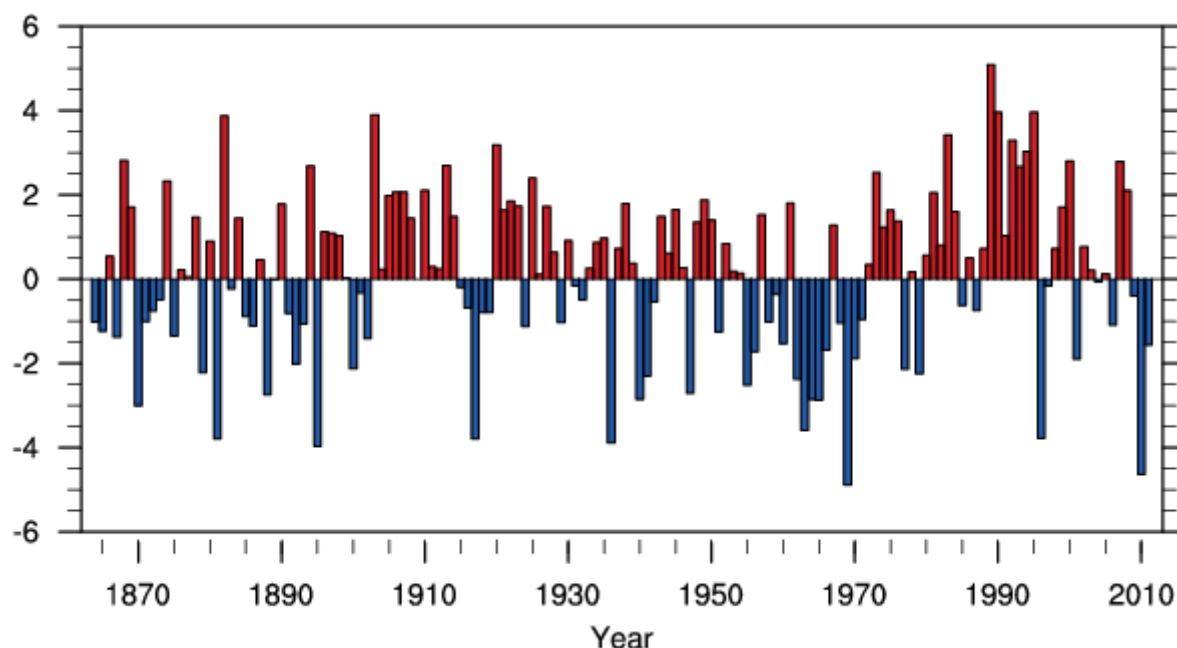
4. Vliv klimatických změn na pěvce

4.1 Klimatické změny

Klima na Zemi se mění, což je dnes již obecně uznávaný fakt, vycházející z dlouhodobých výzkumů. V této práci se nevěnuji příčinám těchto klimatických změn, ale pouze jejich vlivům na pěvce, s následnými predikcemi změn v zimně teritoriálním chování, a to opět především u pěvců západo-palearktické oblasti, neboť právě těm je věnována největší pozornost v pracích zaměřených na možné vlivy klimatických změn (Lemoine et al., 2003; Stervander et al., 2005; Tøttrup et al., 2006; Jonzén et al., 2006, Ahola et al., 2007).

Klima v Evropě výrazně ovlivňuje Severoatlantská oscilace (NAO), což je oceánská cirkulace, při níž voda, která se ohřála průchodem od Antarktidy přes rovník, proudí v hloubce okolo 800 metrů kolem západního pobřeží Evropy, kde se vlivem silného proudění větru od západu dostává na povrch a ovlivňuje tak klima severozápadní Evropy. U NAO byly pozorovány od poloviny 70. let změny azorské tlakové výše a islandské tlakové níže, jež zesilují západní proudění nad severním Atlantikem. Tyto změny jsou zaznamenány pomocí změn zimního NAO indexu (Obr. 1), jež vyjadřuje rozdíl normalizovaného tlaku nad mořem v oblasti portugalského Lisabonu a islandského Reykjavíku, které se měří každý rok od prosince do března, od roku 1864 (Hurrell, 1995). Pozitivní hodnoty tohoto indexu jsou zaznamenávány při mírnějších zimách v severozápadní Evropě (Zeng-Zhen et al., 2003). V letech 1968-1997 byly tyto výkyvy větší než očekávaná vnitřní (mezi-sezónní) proměnlivost (Braniš et al., 2009), což je pravděpodobně důkazem globálního oteplování (Cohen et al., 2005).

NAO Index (Dec-Mar) 1864-2011



Obr. 1. Vývoj zimního NAO indexu (průměrné hodnoty za prosinec až březen) v letech 1864-2011 (Hurrell, 1995; aktualizováno podle Climate Data Guide, www.climatedataguide.ucar.edu). Červené sloupce znázorňují pozitivní hodnoty zimního indexu NAO a modré negativní hodnoty. Z grafu je patrná změna v poměru pozitivních a negativních indexů jednotlivých zimních období. Od 70. let pozitivní hodnoty převládají.

4.2 Změny v patrnostech migrací

Stervander et al. (2005) se ve své studii, jež byla provedená na 36 druzích pěvců, kteří byli odchyceni při průletu ostrova Öland v jihovýchodním Švédsku, věnuje možným vlivům vývoje NAO na posun v čase příletu migrantů v posledních 20-50 letech.

V průběhu studované periody (1952-2002; 32-45 let studia každého druhu) byly u 18 z 19 long-distance migrantů průlety stále časnější. Trend byl statisticky průkazný u 9 z těchto 18 druhů. Tedy mírnější a vlhčí počasí v zimě a na jaře mělo za následek časnější průlet migrantů jihovýchodním Švédskem.

U short-distance migrantů 8 ze 17 druhů vykazovalo tendenci časnějších průletů, ale pouze 2 z těchto 17 druhů, červenka obecná (*Erithacus rubecula*) a sýkora koňadra (*Parus major*), průkazně.

Posouvání přiletů na hnízdiště je, podle Stervandra et al. (2005), závislé na změnách hodnot zimního NAO indexu.

Změny klimatu mají vliv i na některé severoamerické druhy, které také přilétají na hnízdiště dříve a umožňují časnější hnízdění, jako je tomu například u vlaštovky stromové (*Tachycineta bicolor*), podle Dunna et al. (1999). Silnější vliv mají změny podle Millse (2005) na short-distance migranty.

Both et al. (2001) říká, že některé druhy long-distance migrantů budou negativně ovlivněny změnou klimatu, protože buď jejich migrační strategie nebude změnou klimatu ovlivněna, nebo se klima na hnízdišti a zimovišti mohou měnit každé jinou rychlostí, což zabrání potřebné adaptaci.

4.3 Posun času hnízdění

Na základě analýzy dlouhodobého rozsáhlého sledování hnízdění (British Trust for Ornithology) bylo zhodnoceno načasování hnízdění 65 druhů ptáků Velké Británie (Crick et al., 1997). U 20 druhů z těchto 65 druhů (31 %) byl zjištěn trend dřívějšího kladení vajec, v průměru o 8,8 dnů a jen u jednoho druhu, holuba doupňáka (*Columba oenans*), byl prokázán trend pozdějšího kladení vajec. Z těchto 20 druhů ptáků je 17 z řádu pěvců (Passeriformes) a 3 z řádu dlouhokřídlých (Charadriiformes). Crick et al. (1997) také předpokládá, že klimatické změny mají vliv na časnější olistění a kvetení stromů po zimě, což podle něj koreluje s abundancí potravy dostupné pro ptáky, kterou zde představují členovci. Časnější hnízdění může být pro juvenilů výhodné, protože o co dříve se vylíhnou, o to se jim prodlouží doba před první zimou, kdy musí nabrat energii nutnou pro migraci a zimování. Na druhou stranu pokud se ptáci nepřizpůsobí a zůstanou asynchronní s jejich zdroji potravy, může to na ně mít negativní vliv, což potvrzuje Both et al. (2006), který tvrdí, že zpožděné hnízdění ptáků vůči vysoké abundanci potravy ze začátku jara má za následek velké snižování početností populací brzy hnízdících ptáků.

Studie Harringtona et al. (1999), která se věnuje vlivu klimatických změn na trofické interakce, popisuje, že hmyz musí správně načasovat líhnutí nebo ukončení diapauzy podle pučení rostlin, protože kdyby se vylíhl nebo aktivoval dříve, neměl by dostatek potravy z opadavých stromů. Kdyby se hmyz líhl nebo ukončil diapauzu naopak po pučení, jeho úspěch by byl velmi závislý na intervalu mezi pučením a počátkem krmení, protože kvalita listů většinou klesá s jejich dozráváním. To například, podle Harringtona, znamená pro druh *Cacopsylla moscovita*,

z čeledi merovitých (Psyllidae), který se živí jehnědami vrby plazivé (*Salix repens*), že samička musí naklást vajíčka hned, jak se objeví první nezralé jehnědy a larvy se musí líhnout téměř okamžitě, aby stihly celé dozrávání jehněd a měly tak dostatek potravy pro svůj vývoj. Samička druhu *Cacopsylla moscovita* uchovává zralá vajíčka před kladením až šest týdnů, čímž jim zaručuje ochranu proti fenologickým změnám pučení jehnědů. Stejně tak je zřejmá spojitost mezi načasováním líhnutí vajíček píďalky podzimní (*Operophtera brumata*) a pučením listů dubů (*Quercus* spp.).

Pokud bychom se tedy přiklonili k názoru, že ukončení diapauzy mnoha druhů hmyzu a částečně i líhnutí je závislé na čase pučení opadavých stromů, keřů a nestálozelených bylin, pak musíme přihlédnout k faktu, že některé z těchto rostlin potřebují delší chladné období a pak výrazný nárůst teplot. Jiné rostliny naopak potřebují kratší chladné období s následnými nižšími nároky na nárůst teplot (Harrington et al., 1999). V dohledné době klimatické změny pravděpodobně způsobí dřívější nárůst potřebných teplot a nezmírní zimní teploty natolik, aby byly pro rostliny nevyhovující, tedy pučení listů a květů, kterými se hmyz živí by mělo být časnější. Nicméně v nedávné minulosti bylo potřeba více teplých dnů po chladném období, protože chladné období nebylo dostatečné, což mělo za následek stejný čas pučení nebo dokonce pozdější pučení, právě v důsledku klimatických změn (Harrington et al., 1999).

Harrington et al. (1999) dále říká, že ačkoliv se toto načasování kladení vajíček jeví pro hmyz velmi výhodným, nezdá se, že by se toto v přírodě vyskytovalo velmi často. Spojitost mezi ukončením diapauzy a pučením stromů je pravděpodobná. Visser (2004) potom v této souvislosti uvádí, že na časnější nárůst teplot po zimě se váže načasování hnízdění ptáků, jež se musí vyvíjet spolu s posunem dostupnosti zdrojů.

Ačkoliv Gwinner (1996) ve své práci týkající se načasování ptačí migrace a reprodukce uvedl, že u mnoha druhů ptáků migrujících na dlouhé vzdálenosti (long-distance) brání adaptaci na měnící se klima v podobě dřívějšího příletu a kladení vajec endogenní vlivy a stimulace prostředí, které s teplotou nesouvisí, jiné studie (Lemoine et al. 2003; Stervander et al., 2005; Tøttrup et al., 2006) dokazují posuny v čase migrací druhů lišících se migrační strategií (short i long-distance migrantů).

Jonzén et al. (2006) uvádí, že druhy (short-distance migranti), které zimují relativně blízko svých hnízdišť, mohou reagovat na změny teplot, jež mají vliv na podmínky v místě jejich hnízdiště, časnějším příletem a dokazuje, že i trans-saharští (long-distance) migranti mají tendenci k časnějším příletům na hnízdiště. Both et al. (2005) zjistil, že lejsek černohlavý (*Ficedula*

hypoleuca) zimující v západní Africe okolo 10° severní šířky a hnízdí v temperátních lesích Evropy, od roku 1980 do roku 2000, kdy se průkazně zvýšila teplota, nezměnil čas přiletu na hnízdiště, ale vejce klade o zhruba 10 dní dříve.

Rezidenti i migranti mohou pod vlivem klimatických změn rozšířit svůj areál severněji (Thomas et al., 1999; Huntley et al., 2007) a hnízdit dříve. Podle Cricka et al. (1997) ze 17 pěvců, kteří hnízdí dříve, je 10 rezidentů: pěnkava obecná (*Fringilla coelebs*), zvonek zelený (*Carduelis chloris*), skorec vodní (*Cinclus cinclus*) strnad luční (*Miliaria calandra*), střízlík obecný (*Troglodytes troglodytes*), mlynařík dlouhoocasý (*Aegithalos caudatus*), brhlík lesní (*Sitta europaea*), špaček obecný (*Sturnus vulgaris*), straka obecná (*Pica pica*), vrána černá (*Corvus corone*) a 7 migrantů: linduška lesní (*Anthus trivialis*), rehek zahradní (*Phoenicurus phoenicurus*), pěnice hnědokřídlá (*Sylvia communis*), pěnice černohlavá (*Sylvia atricapilla*), budníček lesní (*Phylloscopus sibilatrix*), budníček menší (*Phylloscopus collybita*) a budníček větší (*Phylloscopus trochilus*).

Je tedy zřejmé, že druhy migrující na různé vzdálenosti (long-distance i short-distance migranti) i rezidentní druhy jsou schopny reagovat na změny klimatických podmínek dřívějším hnízděním, migranti potom časnějším přiletem na hnízdiště.

Bylo zaznamenáno i několik zpožďujících se přiletů na hnízdiště u druhů holub doupňák (*Columba oenans*), podle Cricka et al. (1997), konipas bílý (*Motacilla alba*), drozd kvíčala (*Turdus pilaris*) a zvonek zelený (*Carduelis chloris*), podle Stervandra et al. (2005).

4.4 Změny kompetice na hnízdištích

Rostoucí zimní teploty mohou zapříčinit snížení počtu migrantů, jak uvádí ve své práci Lemoine et al. (2003). Na jaře přilétají migranti na svá hnízdiště a sdílí dostupné zdroje se zimujícími rezidenty jiných druhů. V mírnějších zimách pravděpodobně přežije větší počet rezidentů. Mezi rezidenty a migranty pak nastává heterospecifická kompetice, migranti budou tedy pravděpodobně mít menší množství dostupných zdrojů (Herrera, 1978). V důsledku toho může hnízdění úspěšnost klesat (Lemoine et al., 2003). To potvrdila studie O'Connora (1990), který zaznamenal pokles početnosti rezidentů po tuhé zimě a následně nárůst migrantů na jaře. Lemoine et al. (2003) říká, že mají jarní srážky pozitivní efekt na počty i zastoupení short-distance migrantů. Počet a zastoupení rezidentů stoupá s rostoucí teplotou nejchladnějšího

měsíce a s rostoucími jarními teplotami. Počty a poměry long-distance migrantů stoupají s klesající teplotou nejstudenějšího měsíce a rostoucí jarní teplotou.

Podle Lemoine et al. (2003) výsledky naznačují, že pokud se bude klima oteplovat, bude lehce přibývat short-distance migrantů a rezidentů a hodně ubývat long-distance migrantů.

Ahola et al. (2007) tvrdí, že změna klimatu ovlivní především kompetici o zdroje mezi migranty a rezidenty tím, že se změní interval mezi jejich zahnízděním a také se změní populační hustoty druhů, což dokázal na kompetici mezi rezidentem sýkorou koňadrou (*Parus major*) a long-distance migrantem lejskem černohlavým (*Ficedula hypoleuca*).

Kokko (2001) ale říká, že pokud přijmeme fakt, že čas příletu migrantů je závislý na jejich fyzické kondici, pak kompetice o teritoria na hnízdištích povede k časům příletů, které budou daleko přesahovat „cost-minimizing“ datum, tedy optimální čas příletu, při kterém by jedinec ztratil co nejmenší množství energie v případě nulové kompetice. Nárůst časných příletů povede k větší kompetici o teritoria, což zatlačí čas příletu na ještě časnější, dále od optimální doby pro hnízdění, tedy že tendence k časnějším příletům je způsobena spíše kompeticí o teritoria než tendencemi k časnějšímu hnízdění.

5. Zimně teritoriální pěvci pod vlivem klimatických změn

Změny v zimním teritoriálním chování mohou být hodnoceny ve vztahu ke změnám faktorů, které mají nebo mohou mít vliv na zimní teritoriální chování.

5.1 Změna areálů rozšíření

Podle některých autorů je zimní teritorialita určena především dostupností potravy (Brown et al., 1970; Lederer, 1977).

Reu et al. (2010) tvrdí, že s klimatickými změnami se budou světové biomy posouvat směrem k pólům, což způsobí především redukcí biomů boreálních lesů a tundry. Listnaté lesy mírného pásma se pak budou rozšiřovat na úkor boreálních lesů a zvětší se také plochy luk a savan. Régnière et al. (2010) říká, že i hmyz bude rozšiřovat své areály k pólům a do vyšších nadmořských výšek.

Ze zkoumaných 78 druhů pěvců vykazujících zimní teritorialitu jsou pouze 3 druhy, výhradní rezidenti, vázaní výlučně na boreální lesy nebo tundru. Jsou to ořešník kropenatý (*Nucifraga caryocatactes*), sojka zlověstná (*Perisoreus infaustus*) a sýkora laponská (*Parus cinctus*). Těmto 3 druhům se areály rozšíření, tedy i zimoviště, budou pravděpodobně zmenšovat, což potvrzují i simulace rozšíření ptačích druhů v Evropě koncem 21. století (Huntley et al., 2007). Ostatní zimně teritoriální druhy pak mohou své areály posouvat severněji (Thomas et al. 1999). Můžeme předpokládat, že především rezidentní pěvci střední a severní Evropy budou posouvat svůj areál severněji, resp. severovýchodněji a do vyšších nadmořských výšek, tedy i jejich zimní teritoria budou posunuta. Především by to mohly být ve střední a severní Evropě druhy červenka obecná (*Erithacus rubecula*) nebo střízlík obecný (*Troglodytes troglodytes*).

Částeční teritoriální migranti, jako je například ve střední Evropě sýkora modřinka (*Cyanites caeruleus*) a sýkora koňadra (*Parus major*), podle Cepáka et al., (2008), se mohou stát vlivem příznivých podmínek výhradními rezidenty v jejich současných areálech rozšíření. Hnízdní areály by se ale posunuly do severněji a výše položených oblastí, kde by zůstala zachována jejich dosavadní migrační strategie (částeční migranti). Ze short-distance migrantů se na jejich současném stanovišti mohou stát částeční migranti nebo rezidenti a dosavadní migrační strategii také posunou do chladnějších oblastí, což by mohl být případ budníčka menšího (*Phylloscopus collybita*) nebo drozda brávníka (*Turdus viscivorus*). To potvrzuje Kokko (1999),

kteřá tvrdí, že jedinci v dobré kondici, kteří jsou původně migranti obhajující teritoria vysoké kvality, se stanou rezidentními. Na long-distance migranty by podle Kokko tento posun v rámci zimní teritoriality měl mít také vliv.

Ahola et al. (2007) předpokládá, že rezidentní druhy se mohou snadněji přizpůsobovat klimatickým změnám, protože jim jsou vystavené po celý rok, ale migrující druhy stráví část roku na zimovištích, kde se změny klimatu projevují jinak než na hnízdištích.

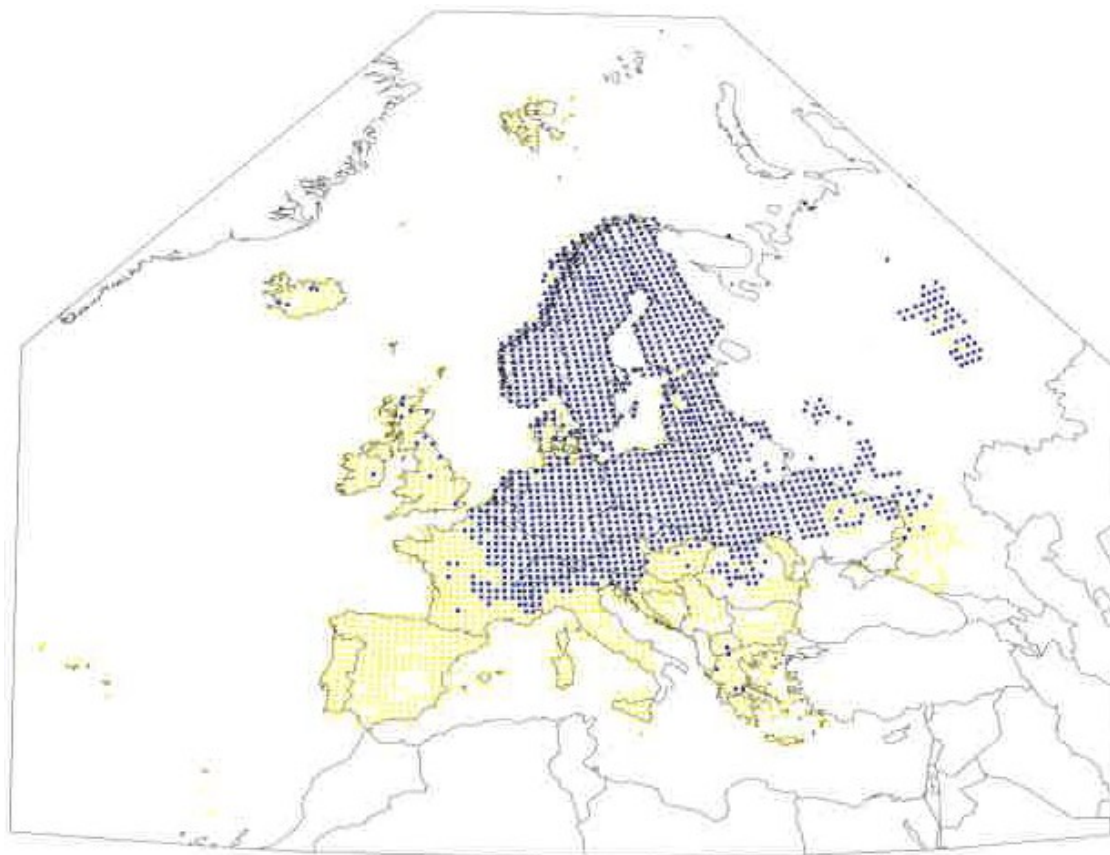
5.2 Změna kompetice o zdroje

Podle Aholy et al. (2007) může změna klimatu významně ovlivnit kompetici mezi rezidentními a migrujícími druhy změnou intervalu mezi zahnízděními těchto dvou skupin a změnou populačních hustot, což dokazuje na vztahu long-distance migranta lejska černošlavého (*Ficedula hypoleuca*) a rezidentní sýkory koňadry (*Parus major*). Podle Chessona et al. (1997) není kompetice mezi dvěma druhy s velmi podobnými nikami v mnohých případech pro jeden druh fatální, protože podmínky v životním prostředí jsou nestálé a jejich fluktuace zvýhodňuje částečně oba druhy. Když do této částečné rovnováhy ale zasáhnou klimatické změny, mohou změnit, podle Aholy et al. (2007), kompetici a zvýhodnit tím jeden druh na úkor druhého. Dále říká, že kompetice silně závisí na populační hustotě a ta je ovlivněna klimatickými změnami na zimovištích, které působí na každý druh jinak.

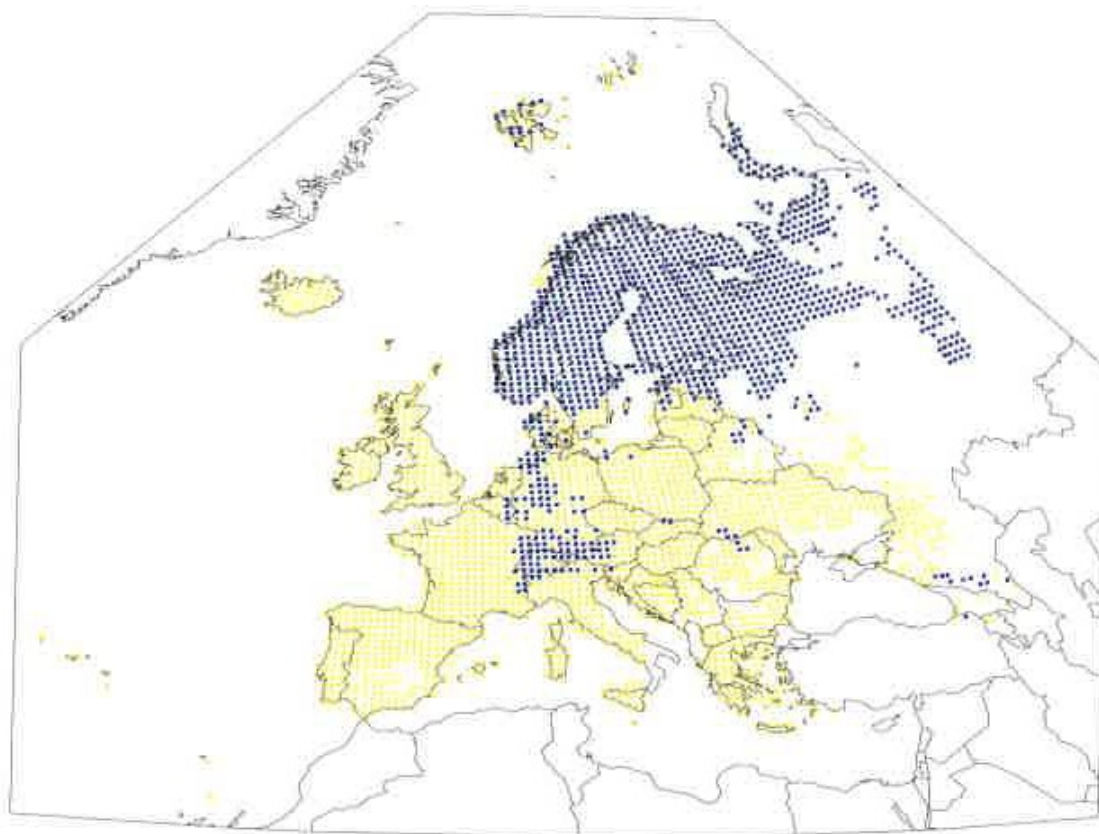
5.3 Rostoucí teplota

S rostoucí teplotou by se areály rozšíření mohly nejen rozšiřovat k pólům, vzhledem k budoucím příznivějším klimatickým podmínkám v těchto oblastech, jak tvrdí Thomas et al., (1999), ale také by mohly ustupovat směrem od rovníku. Klima by se v teplých oblastech mohlo změnit natolik, že by nevyhovovalo mnoha druhům, které by musely posunout svůj areál rozšíření do chladnějších oblastí, jak ukazují simulace rozšíření ptačích druhů pro konec 21. století (Huntley et al., 2007). Huntley et al. predikuje ústup areálů rozšíření z jižních částí Evropy u mnoha zimně teritoriálních i zimně neteritoriálních druhů pěvců a dalších řádů třídy Aves. Huntleyho simulace například predikují ústup straky obecné (*Pica pica*), která v současné době obývá, vyjma severního Skotska, Islandu, Špicberských ostrovů a většiny ostrovů středomoří (Cramp et al., 1977-1994), většinu Evropy. Podle Huntleyho et al. (2007) by měla například straka obecná rozšířit svůj areál na Špicberské ostrovy a severní Skotsko, ale ustoupit z téměř poloviny území

Pyrenejského poloostrova, velké části Apeninského poloostrova a Peloponéského poloostrova. Ještě větší ústup předpokládá Huntleyho model u drozda kvíčaly (*Turdus pilaris*). Jak je zřejmé z Obr. 2 a Obr. 3, drozd kvíčala by měl téměř ustoupit z celé střední a západní Evropy vyjma rozšíření v Alpách, Karpatech a západním Německu.



Obr. 2 *Turdus pilaris*, současné rozšíření v Evropě (Huntley et al., 2007).



Obr. 3 *Turdus pilaris*, simulace rozšíření na konci 21. století (Huntley et al., 2007).

5.4 Změny v sociálním chování

Klimatické změny mají pravděpodobně vliv na časnější přílety migrujících druhů pěvců na hnízdiště, což jim umožňuje dříve zahnízdit. Výhodu v časném hnízdění by mohly mít druhy, jež zůstávají v párech po celou zimu, protože nemusí strávit čas námluvami (Bateson, 1983; Swenson, 1992). Proto by se dalo říci, že ptáci, kteří budou v souvislosti s klimatickými změnami časněji hnízdit, by mohli změnit své sociální chování a párovat se před příletem na hnízdiště, ať už před migrací na zimoviště, v průběhu migrace nebo zůstat v párech trvale.

Závěr

Klimatické změny zjevně ovlivňují pěvce nejen západo-palearktické oblasti. Budou pravděpodobně mít největší dopad na druhy migrující na dlouhou vzdálenost (long-distance migranty), jejichž populační hustota bude pravděpodobně klesat (Lemoine et al., 2003). Populační hustoty rezidentních druhů a druhů migrujících na krátké vzdálenosti (short-distance) budou stoupat, což bude mít pravděpodobně vliv na konspecifické i heterospecifické kompetice na hnízdištích i zimovištích (Ahola et al., 2007). Je velmi pravděpodobné, že vlivem vyšších teplot budou v jižních částech západo-palearktické oblasti ubývat druhy pěvců, čímž se bude snižovat biodiverzita těchto oblastí. Některé druhy opustí zcela své původní areály rozšíření a přesunou se severněji, například křivka skotská (*Loxia scotica*), která by podle Huntleyho et al. (2007), měla přesunout svůj areál rozšíření na Island. Jiné druhy změní svou migrační strategii a čímž výrazně změní i své zimní teritoriální chování. S tím souvisí změna sociálního chování v období zimy, změna kompetice o zdroje která může být velmi výrazná v souvislosti se změnami populačních hustot rezidentních druhů a změna složení potravy. Je otázkou, jaké budou mít klimatické změny dopad na některé zimní teritoriální druhy, například na druhy, které budou pravděpodobně ohroženy posouváním a redukcí biotopů. V ohrožení by mohly být především druhy obývající výhradně montánní lesy a severské boreální lesy a tundru. Jejich areály by se měly pravděpodobně posouvat. Dokud ale nebudeme znát všechny faktory, jež dovolují daným druhům obývat jejich současné biotopy, tedy i nesmírně širokou škálu ekosystémových interakcí, pak nemůžeme s jistotou říci, že si daný druh dokáže najít jinou vyhovující lokalitu. Tyto nedostatečné znalosti by pak pravděpodobně zabraňovaly i efektivní ochraně druhu in situ, tedy ochraně ekosystému se všemi jeho vlastnostmi. Vzhledem k povaze těchto, pravděpodobně ohrožených, druhů je obtížné odhadnout, zda by ochrana ex situ byla z dlouhodobého hlediska vůbec možná.

Měli bychom si uvědomit, že většina druhů ptáků létá, mohou tedy relativně snadno a rychle reagovat na nepříznivé podmínky a přesouvat se na velké vzdálenosti do oblastí, které jim vyhovují. Většina organismů, jež tvoří druhovou diverzitu nejen v Evropě, takovou schopnost aktivního pohybu nemají a klimatické změny pro ně představují větší hrozbu. V Evropě je tato hrozba ještě znásobena geomorfologickým reliéfem, který už v minulosti patrně zapříčil velký úbytek biodiverzity (Adams, 1989).

Literatura:

- Adams, J. M., Woodward, F. I. (1989): Patterns in tree species richness as a test of the glacial extinction hypothesis, *Nature*, Vol. 339: 699-701.
- Ahola, M. P., Laaksonen, T., Eeva, T., Lehikoinen, E. (2007): Climate change can alter competitive relationships between resident and migratory birds, *Journal of avian ecology*, Vol. 76: 1045-1052.
- Alcock, J. (2001): *Animal behavior: an evolutionary approach*, 7th ed., Sunderland, Mass, Sinauer Publishers, 543 s.
- Bateson, P. (1983): *Mate choice*, Cambridge University Press, Cambridge, 480 s.
- Both, Ch., Visser, M. E. (2001): Adjustment to climate change is constrained by arrival date in a long-distance migrant bird, *Nature* Vol. 411: 296-298.
- Both, Ch., Bijlsma, R. G., Visser, M. (2005): Climatic effects on timing of spring migration and breeding in a long-distance migrant, the pied flycatcher *Ficedula hypoleuca*, *Journal of avian biology*, Vol. 36: 368-373.
- Both, Ch., Bouwhuis, S., Lessels, C. M., Visser, M. (2006): Climate change and population declines in a long-distance migratory bird, *Nature*, Vol. 441: 81-83.
- Braniš, M., Hůnová, I. eds. (2009): *Atmosféra a klima; aktuální otázky ochrany ovzduší*, Karolinum, Praha, 351s.
- Brown, J. L. (1964): The evolution of diversity in avian territorial systems, *Wilson bulletin*, 76:160-169.
- Brown, J. L., Orians, G. H. (1970): Spacing Patterns in Mobile Animals, *Annual review of ecology and systematics* , Vol. 1: 239-262.
- Burger, A. E. (1984): Winter territoriality in Lesser sheathbills on breeding grounds at Marion-island, *The Wilson bulletin*, Vol. 96: 20-33.
- Cepák, J. (2008): *Atlas migrace ptáků České a Slovenské republiky*, Vyd. 1., Aventinum, Praha, 607 s.
- Cohen, J., Barlow, M. (2005): The NAO, the AO, and Global Warming: How Closely Related?, *Journal of climate*, Vol. 18: 4498–4513.
- Cramp, S., Simmons, K. E. L., Perrins, C. M. (1977-1994): *Handbook of the Birds of Europe the Middle East and North Africa, The birds of the Western Palearctic*, Volumes I- IX, Oxford university press, Oxford.
- Crick, H. Q. P., Dudley, C., Glue, D. E., Thomson, D. L. (1997): UK birds are laying eggs earlier, *Nature*, Vol. 388: 526-527.
- Deseada, P., Jesus A. M. (2011): Predation risk determines breeding territory choice in a Mediterranean cavity-nesting bird community, *Oecologia*, Vol. 165: 185-191.
- Dixon, K. L. (1965): Dominance-subordination relationships in Mountain Chickadees, *The Condor*, Vol. 67: 291-299.
- Drent, P. J. (1983): *The functional ethology of territoriality in the Great tit Parus major L.*, PhD. diss., University of Groningen, Netherlands, ex. Ekman (1989).
- Dunn, P. O., Winkler, D. W. (1999): Climate change has affected the breeding of tree swallows throughout North America, *The Royal Society* Vol. 266: 2487-2490.
- Ekman, J. (1989): Ecology of Non-Breeding Social Systems of Parus, *The Wilson Bulletin*, Vol.

- 101: 263-288.
- Fischer, D. H. (1981): Wintering Ecology of Thrashers in Southern Texas, *The Condor* , Vol. 83: 340-346.
- Gill, F. B., Wolf, L. L. (1975): Economics of Feeding Territoriality in the Golden-Winged Sunbird, *Ecology* , Vol. 56: 333-345.
- Glase, J. (1973): Ekology of social organization in the Black-capped Chickadee, *Living bird*, Vol. 12: 235-267.
- Grinnell, J., Miller, A. H. (1944): The distribution of the birds of California, Artemisia, Berkeley, 615 s. ex. Lederer (1977).
- Gwinner, E. (1996): Circannual clocks in avian reproduction and migration, *Ibis* Vol. 138: 47-63.
- Harrington, R., Woiwod, I. (1999): Climate change and trophic interactions, *Tree*, Vol. 14
- Herrera, C. M. (1978): On the Breeding Distribution Pattern of European Migrant Birds: Macarthur's Theme Reexamined, *The Auk* Vol. 95 No. 3: 496-509.
- Hinde, R. A. (1956): The biological significance of the territories of bids, *Ibis*, Vol 98: 340-369 ex. Lederer (1977).
- Huntley, B. Green, R. E., Collingham, Y. C., Willis, S. G. (2007): A climatic atlas of European breeding birds, Durham university, The RSPB and Linx Edicions, Barcelona 521 s.
- Hurrell, J. W. (1995): Decadal Trends in the North Atlantic Oscillation: Regional temperatures and precipitation, *Science*, Vol. 269: 676-679.
- Chesson, P., Huntly, N. (1997): The roles of harsh and fluctuating conditions in the dynamics of ecological communities, *The American Naturalist*, vol. 150 No. 5, 519-553.
- Johnson, E. D. (1971): Observations on a resident population of Stonechats in Jersey, *British Birds* Vol. 64: 201-213.
- Jonzén, N. et al. (2006): Rapid advance of spring migration arrival dates in long-distance migratory birds, *Science*, Vol. 312: 1959-1961.
- Kluijver, H. N., Ligtoet, J., Ouwelant, C. van den, Zegwaard, F. (1940), *Limosa* 13, 1-51 ex. Cramp et al. (1977- 1994).
- Kokko, H. (1999): Competition for early arrival in migratory birds, *Journal of Animal Ecology*, Vol. 68: 940-950.
- Kraaijeveld, K., Dickinson, J. L. (2001): Family-based winter territoriality in western bluebirds, *Sialia Mexicana*: the structure and dynamics of winter Groups, *Animal behaviour*, Vol. 61: 109-117.
- Krebs, J. R., Davies, N. B. (1993): Introduction to behavioural ecology 3rd ed., Blackwell pub., Oxford, 420 s.
- Lack, D. (1965): The life of the Robin, H. F. & G. Witherby ltd., London 200 s.
- Lederer, R. J. (1977): Winter territoriality and foraging behavior of Townsend's solitaire, *The American midland naturalist*, Vol. 97: 101-109.
- Lemoine, N., Böhning-Gaese, K. (2003): Potential impact of global climate change on species richness of long-distance migrants, *Conservation Biology* Vol. 17: 577-586.
- Marshall, M. R., Cooper, R. J. (2004): Territory size of migratory songbird in response to caterpillar density and foliage structure, *Ecology* Vol. 85: 432-445.
- Michelena, P., Deneubourg, J.-L. (2011): How Group Size Affects Vigilance Dynamics and Time Allocation Patterns: The Key Role of Imitation and Tempo, *PLoS ONE*, Vol. 6

- Mills, A. M. (2005): Changes in the timing of spring and autumn migration in North American migrant passerines during a period of global warming, *Ibis*, Vol. 147: 256-269.
- Newton, I. (2008): The migration ecology of birds, Academic press, Amsterdam, 976 s.
- Nice, M. M. (1941): The role of territory in bird life, *American Midland Naturalist*, Vol. 26: 441-487.
- O'Connor, R. J. (1990): Some ecological aspects of migrants and residents. - In: Gwinner, E. (ed.). *Bird Migration: Physiology and Ecology*. Springer-Verlag, Berlin, 175-182, ex. Lemoine et al. (2003)
- Perrins, C. M. (1971): Population fluctuations and clutch-size in the Great tit, *Parus major* L., *Journal of Animal Ecology*, Vol. 34: 601-647.
- Pons, P., Bas, J. M., Prodon, R., Roura-Pascual, N., Clavero, M. (2008): Territory characteristics and coexistence with heterospecifics in the Dartford warbler *Sylvia undata* across a habitat gradient, *Behavioral ecology and sociobiology*, Vol. 62: 1217-1228.
- Reu, B., Zaehle, S., Proulx, R., Bohn, K., Kleidon, A., Pavlick, R., Schmidtlein, S. (2010): The role of plant functional trade-offs for biodiversity changes and biome shifts under scenarios of global climatic change, *Biogeosciences Discuss*, Vol. 13.
- Régnière, J., St-Amant, R., Duval, P. (2010): Predicting insect distributions under climate change from physiological responses: spruce budworm as an example, *biological invasions*, Vol. 14: 1571-1586.
- Skórka, P., Babiarz, T., Skórka, J., Wójcik, J. D. (2006): Winter territoriality and fruit defence by the fieldfare (*Turdus pilaris*), *Journal of ornithology*, Vol. 147: 371-375.
- Smith, Ch. C., Balda, R. P. (1979): Competition among insects, birds and mammals for conifer seeds, *American zoologist*, Vol. 19: 1065-1083.
- Stervander, M., Lindström, Å., Jonzén, N., Andersson, A. (2005): Timing of spring migration in birds: long-term trends, North Atlantic Oscillation and the significance of different migration routes, *Journal of avian biology* Vol. 36: 210-221.
- Stutchbury, B. J. (1994): Competition for winter territories in a neotropical migrant: the role of age, sex and color, *The Auk*, Vol. 111: 63-69.
- Suthetland, W. J. (1996): From individual behaviour to population ecology. Oxford University Press, Oxford U. K.
- Swenson, J. E. (1992): Hazel grouse (*Bonasa bonasia*) pairs during the nonbreeding season: mutual benefits of a cooperative alliance, *Behavioral ecology*, vol. 4: 14-21.
- Tarbell, A. T. (1983): A yearling helper with a Tufted Titmouse brood, *Journal of field ornithology*, Vol. 54: 89, ex Ekman (1989).
- Thomas, C. D., Lennon, J. J. (1999): Birds extend their ranges northwards, *Nature* Vol. 399: 213
- Tøttrup, A. P., Thorup, K., Rahnm, C. (2006): Patterns of change in timing of spring migration in North European songbird populations, *Journal of avian biology*, Vol. 37: 84-92.
- Trnka, A., Peterkova V., Grujbarova Z. (2011): Does Reed Bunting (*Emberiza schoeniclus*) predict the risk of nest predation when choosing a breeding territory? An experimental study, *Ornis Fennica*, Vol. 88: 179-184.
- Veselovský, Z. (2005): *Etologie: biologie chování zvířat*, Vyd. 1., Academia, Praha, 407 s.
- Visser, M. E., Both, Ch., Lambrechts, M. M. (2004): Global climate change leads to mistimed avian reproduction, *Advances in ecological research*, Vol. 35: 89-110.
- Zehn-Zhen, H., Zhaohua, W. (2004): The intensification and shift of the annual North Atlantic Oscillation in global warming scenario simulation, *Tellus*, Vol. 56a: 112-124.

Přílohy:

| | sociální chování v zimě | | | způsob migrace | | | potrava v zimě | | |
|-------------------|-------------------------|--------|------------|----------------|----------------|----------|----------------|----------|------------|
| čeleď (*) | soliterní | v páru | ve skupině | long-distance | short-distance | rezident | býložravé | všežravé | hmyzožravé |
| brhlíkovití (5) | 1 | 5 | 1 | 0 | 0 | 5 | 2 | 1 | 2 |
| drozdovití (27) | 20 | 7 | 2 | 10 | 12 | 12 | 5 | 4 | 18 |
| konipasovití (2) | 1 | 0 | 2 | 1 | 2 | 1 | 0 | 0 | 2 |
| krkavcovití (7) | 3 | 6 | 2 | 0 | 1 | 7 | 1 | 6 | 0 |
| lejskovití (3) | 3 | 0 | 0 | 3 | 0 | 0 | 0 | 0 | 3 |
| pěnicovití (17) | 14 | 3 | 0 | 10 | 5 | 6 | 3 | 5 | 9 |
| skorcovití (1) | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 |
| strnadovití (2) | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 |
| střízlíkovití (1) | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 |
| sýkorovití (8) | 1 | 2 | 5 | 0 | 2 | 6 | 8 | 0 | 0 |
| timálievití (1) | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 |
| ťuhýkovití (3) | 2 | 1 | 1 | 3 | 0 | 0 | 0 | 0 | 3 |
| žluvovití (1) | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 |

Tab. 1 Přehled počtu druhů zastupujících různé strategie zimně teritoriálního chování pro jednotlivé čeledi; (*) počet druhů dané čeledi, u nichž byly zaznamenány známky zimně teritoriálního chování, podle Crampa et al., (1977-1994).